

ELŻBIETA JEKATIERYNCZUK-RUDCZYK

*Zakład Hydrobiologii, Instytut Biologii
Uniwersytet w Białymstoku
Świerkowa 20 B, 15–950 Białystok
e-mail: rudczyk@uwb.edu.pl*

STREFA HYPOREICZNA, JEJ FUNKCJONOWANIE I ZNACZENIE

WSTĘP

Wody Ziemi stanowią jedność nie tylko pod względem pochodzenia, ale także w wyniku ciągle odbywającego się krążenia. Mechanizm krążenia wody działa wszędzie i nieprzerwanie (CHELMICKI 2002). Siłami napędowymi tego procesu są energia cieplna i siła ciężkości. W krążeniu wody w przyrodzie wyróżnia się trzy podstawowe ogniwa: atmosferyczne, oceaniczne i kontynentalne. Najbardziej zróżnicowanym ogniwem obiegu wody jest ogniwo kontynentalne, obejmujące fazę litogeniczną, rzeczną, jeziorną, lodowcową, biologiczną i gospodarczą (LWOWICZ 1979).

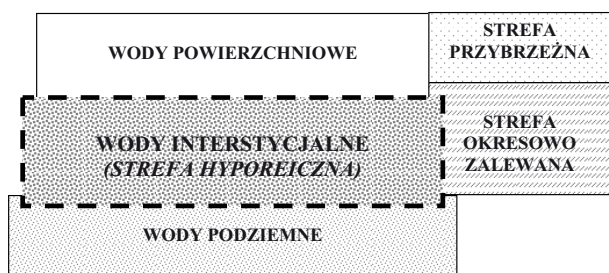
Kontynentalne ogniwo obiegu wody w przyrodzie można podzielić na dwie składo-

we: wody krążące pod powierzchnią terenu (wody glebowe i podziemne) oraz wody powierzchniowe (wody rzeczne, jeziorne). Obie fazy pozostają w ścisłym, ale zróżnicowanym związku, a obszar je łączący określony został w literaturze mianem strefy hyporeicznej (WINTER 1999). Różny związek między wodami podziemnymi i powierzchniowymi wpływa na wykształcenie, funkcjonowanie i jakość łączącego je obszaru przejściowego (BOULTON i współaut. 1998; SOPHOCLEOUS 2002, 2003, 2004; JEKATIERYNCZUK-RUDCZYK 2003; LAMBS 2004).

CO TO JEST STREFA HYPOREICZNA?

Przestrzeń określana strefą hyporeiczną zlokalizowana jest na/w dnie wód powierzchniowych (Ryc. 1). Najlepiej rozpoznano strefę hyporeiczną w obrębie koryt rzecznych (JONES i współaut. 1996; BRUNKE i GONSER 1997; BOULTON i współaut. 1998; BRUNKE i współaut. 1998a, b; EDWARDS 1998; HOEHN 1998; FRANKEN i współaut. 2001; EDWARDSON i współaut. 2003), ale strefa hyporeiczna występuje też w obrębie wód stojących (jezior, zbiorników zaporowych czy stawów) (WINTER 1999) oraz w niszach naturalnych wpływów wody podziemnej, gdzie jej rozpoznanie jest najdogodniejsze (JEKATIERYNCZUK-RUDCZYK 2005a).

Strefa hyporeiczna, ze względu na specyficzne właściwości, zarówno w przestrzeni jak i w czasie, może być uznana za ekoton. Najwcześniejsze badania w strefie hyporeicznej pochodzą z połowy XX w. Były to obserwacje faunistyczne (KARAMAN 1935, CHAPPUIS 1942, ANGELIER 1953). Po raz pierwszy przejście pomiędzy wodami podziemnymi i powierzchniowymi, jako wyraźnie odmienne siedlisko, zostało rozpoznane przez ORGHIDANA (1959). Badany ekoton został określony jako biotop hyporeiczny. Jak twierdzą BRUNKE i GONSER (1997) współczesne badania ekologiczne w strefie hyporeicznej rozpoczął na początku lat 60. J. Schwoerbel.



Ryc. 1. Lokalizacja stery hyporeicznej pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi (BOULTON i współaut. 1998).

Zdefiniował on strefę hyporeiczną jako interstycjalną część wód podziemnych. Dolna granica sięga obszaru gdzie fizyczne i chemiczne parametry wody są stabilne w przestrzeni i w czasie. Skały wypełnione są właściwymi wodami podziemnymi. Górna granica strefy hyporeicznej to obszar mieszania się wód powierzchniowych i podziemnych. J. Schwoerbel jako pierwszy scharakteryzował warunki hydrologiczne i środowiskowe w strefie hyporeicznej jako integralną część ekosystemów fluwialnych. Opisał zespoły organizmów zasiedlających strefę przejściową pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi nazywając je hyporheobiontami (BRUNKE i GONER 1997). Pod koniec XX w. znaczące badania ekologiczne strefy hyporeicznej prowadzili DANIELOPOL (1982), DANIELOPOL i MORMONIER (1992) oraz GIBERT (1992). W latach 90. XX w. kompleksowe badania strefy hyporeicznej ekosystemów fluwialnych przedstawił BRUNKE (1998).

Strefa hyporeiczna to górna warstwa osadów dennych w zbiornikach wód powierzchniowych, ale jej zasięg w literaturze jest różnie określony (BRETESCHKO 1991, WILLIAMS 1984). Według WHITA (1993) strefa hyporeiczna zaczyna się w nasyconych wodą osadach poniżej dna rzeki i obejmuje obszar rozciągający się do brzegu rzeki (Ryc. 1) oraz część wody płynącej, która może infiltrować do wód podziemnych. TRISKA i współaut. (1989) eksperymentalnie zdefiniowali dwa rodzaje strefy hyporeicznej różniące się tempem mieszania się wody:

- powierzchnię, leżącą bezpośrednio poniżej dna rzeki, zawierającą prawie 98 % wód powierzchniowych;
- ukrytą, leżącą na pewnej głębokości, zawierającą 10–98% wód powierzchniowych, cechującą się znacznymi gradientami koncentracji nuteńców i gazów rozpuszczonych w wodzie.

Strefa hyporeiczna może być charakteryzowana pod kątem wielu kryteriów: hydrologicznych, chemicznych, zoologicznych, metabolicznych i innych. Jej zasięg wykazuje dużą zmienność w przestrzeni i w czasie i jest cechą indywidualną powierzchniowych akwenów. Dlatego też badania strefy hyporeicznej muszą być prowadzone łącznie z sąsiadującymi ekosystemami wodnymi. Pozwala to na tworzenie prawidłowych modeli dotyczących zjawisk i procesów tu zachodzących. (JONES i współaut. 1996, FISHER i współaut. 1998, VOLLMER i współaut. 2002, RUNKEL i współaut. 2003, SUPRIYASILP i współaut. 2003, JEKATIERYNCZUK-RUDCZYK 2006).

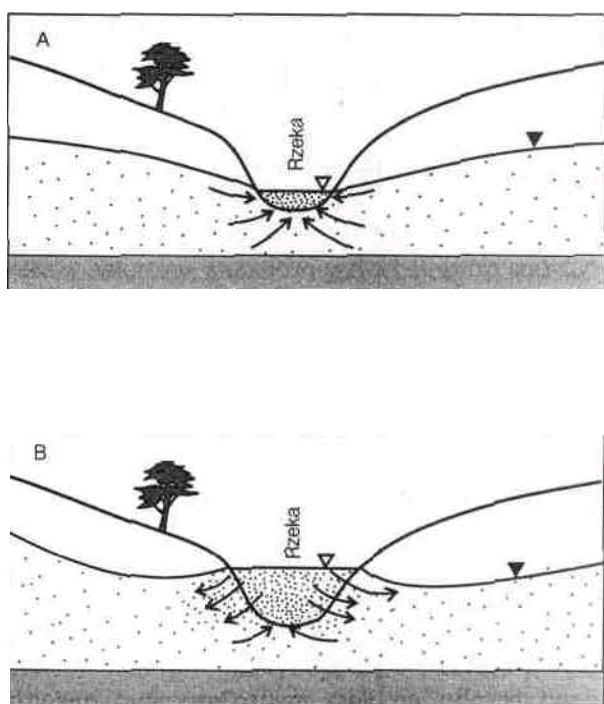
CZYNNIKI WPŁYWAJĄCE NA WYKSZTAŁCENIE I FUNKCJONOWANIE STREFY HYPOREICZNEJ

Do głównych cech środowiska warunkujących funkcjonowanie strefy hyporeicznej należy zaliczyć warunki hydroklimatyczne oraz budowę geologiczną obszaru wpływającą na parametry hydrogeologiczne wód podziemnych. Zróżnicowanie wymienionych elementów środowiska naturalnego odzwierciedla się w tempie obiegu wody, rodzaju związku wód fazy kontynentalnej, jakości wody oraz występujących zbiorowisk roślinnych i zespołów zwierzęcych.

Warunki klimatyczne decydują o ilości wody i strukturze bilansu wodnego na określonym obszarze. Na obszarach o ujemnym bilansie wodnym strefa hyporeiczna jest spotykana sporadycznie lub okresowo. Strefa hy-

poreiczna powszechnie występuje na obszarach egzoreicznych, o opadzie większym od parowania.

Na okresowe zmiany zasięgu strefy hyporeicznej wpływa sezonowa dynamika parametrów bilansu wodnego (WINTER 1999). Przejawem tej zmienności jest roczna dynamika stanów wody i przepływów rzecznych (okresy wysokich i niskich stanów wody – wezbrania i niżówki) oraz wahania zwierciadła wód podziemnych. Dynamikę stanów wody w korytach rzecznych na kuli ziemskiej najdokładniej odzwierciedlają typy reżimów rzecznych charakteryzujące okresy i przyczyny występowania wezbrań i niżówek. Stan wody w korycie rzecznej może zmieniać



Ryc. 2. Związek wód powierzchniowych i podziemnych przy różnych stanach wód powierzchniowych (CHELMICKI 1997).

A) niski stan wód powierzchniowych (drenaż wód podziemnych – upwelling), B) wysoki stan wód powierzchniowych (infiltracja wód powierzchniowych – downwelling).

związek pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi (Ryc. 2A, B).

Wahania zwierciadła wód podziemnych podyktowane są zmiennością ich zasilania. Reakcja zwierciadła wód podziemnych na wzmożone zasilanie jest opóźniona (PAZDRO 1983) i zróżnicowana ze względu na budowę geologiczną. Najszybciej na opady atmosferyczne reaguje zwierciadło szczelinowych i krasowych wód podziemnych, znacznie wolniej zwierciadło wód porowych. Najogólniej można wyróżnić dwa typy wahań zwierciadła wód podziemnych:

- oceaniczny, gdzie najwyższe stany wody występują zimą, a najniższe latem,
- kontynentalny w którym stan najwyższy przypada na wiosnę, a najniższy na jesień.

W Polsce, cechującej się klimatem umiarkowanym ciepłym przejściowym, wahania zwierciadła wód podziemnych nawiązują do typu kontynentalnego i w znaczny sposób wpływają na rozległość strefy hyporeicznej. W dolinach dużych rzek zmiana głębokości zalegania wód podziemnych dochodzi do 3–4 m (PAZDRO 1983).

Ze względu na budowę geologiczną wyróżniamy trzy typy wód podziemnych: szczelinowe, krasowe i porowe. Uwzględniając potencjał zasobności, kluczowe znaczenie w hydrogeologii mają wody porowe (WINTER 2002), cechujące się zróżnicowanym tempem krążenia zależnym od wielkości i struk-

Tabela 1. Podział skał według właściwości filtracyjnych (wg PAZDRO 1983, BAJKIEWICZ-GRABOWSKIEJ i MIKULSKIEGO 1999).

Charakterystyka przepuszczalności skał	Współczynnik przepuszczalności [darcy]	Współczynnik filtracji [m/s]
Bardzo dobra	powyżej 100	powyżej 10^{-3}
żwiry, gruboziarniste i równoziarniste piaski, skały masywne z bardzo gęstą siecią drobnych szczelin		
Dobra	100–10	10^{-3} – 10^{-4}
piaski gruboziarniste, różnoziarniste, średnioziarniste, gruboziarniste piaskowce, skały masywne z drobną siecią szczelin		
Średnia	10–1	10^{-4} – 10^{-5}
piaski drobnoziarniste, less		
Słaba	1–0,1	10^{-5} – 10^{-6}
piaski pylaste, gliniaste, mułki, piaskowce, skały masywne z rzadką siecią szczelin		
Skały półprzepuszczalne	0,1–0,001	10^{-6} – 10^{-8}
gliny, namuły, mułowce, ropy piaszczyste		
Skały nieprzepuszczalne	poniżej 0,001	poniżej 10^{-8}
ropy, ropy, zwarte gliny ilaste, margle ilaste, skały masywne niespękanne		

tury uziarnienia skał, w których występują. Na obszarach występowania skał osadowych, okruchowych luźnych obserwuje się najlepiej wykształconą i rozpoznaną strefę hyporeiczną. Wody porowe charakteryzują się wielopoziomowością i zróżnicowanymi parametrami hydrogeologicznymi (Tabela 1). PACKMAN i SELEHIN (2003) eksperymentalnie dowiedli, że interakcja pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi jest proporcjonalna do przepuszczalności osadów dennych rzeki i kwadratu prędkości wody płynącej, a odwrotnie proporcjonalna do głębokości strefy i porowatości osadów.

Sieć wód powierzchniowych i wykształcenie wód podziemnych związane jest też z rzeźbą terenu. W górnych odcinkach doliny rzeczne wyścielone są osadami gruboziarnistymi umożliwiającymi szybkie mieszanie się wód podziemnych i powierzchniowych. Wody interstycjalne cechują się krótkim czasem retencji, co wpływa niekorzystnie na tworzenie się specyficznego ekotonu (BOULTON i współaut. 1998). W miarę przesuwania się w kierunku ujścia rzecznej osady dolinne są coraz drobniejsze, mieszanie wód następuje powoli, czas retencji wody w strefie hyporeicznej wydłuża się, zachodzą różnorodne transformacje jakości wody i wykształca się specyficzne środowisko życia.

Z budową geologiczną obszaru związane są parametry hydrogeologiczne wód podziemnych rządzące wielkością zasobów i tempem ich krążenia (ALLEY i współaut. 2002, FOLWER i SCARSROOK 2002). Do podstawowych parametrów hydrogeologicznych należy zaliczyć współczynnik filtracji oraz współczynnik przepuszczalności utworów (Tabela 1).

Przepuszczalność utworów określa zdolność przewodzenia wody wolnej. Stopień przepuszczalności określa się współczynnikiem przepuszczalności wyrażonym w jednostkach darcy (Tabela 1). Jeden darcy to taka przepuszczalność skały, kiedy 1 cm² przekroju przepuści w ciągu 1 sekundy 1 cm³ cieczy o lepkości 1 centypauza przy różnicy ciśnień 1 atmosfery na długości 1 cm (PAZDRO 1983). Bardzo dobrą przepuszczalnością cechują się np. żwiry czy piaski gruboziarniste, półprzepuszczalne są gliny, ility i namuły (Tabela 1).

Innym parametrem charakteryzującym ruch wód w strefie hyporeicznej, podobnie jak w wodach podziemnych, jest współczynnik filtracji (Tabela 1). Parametr ten wynika z podstawowego prawa przepływu wody

przez utwory porowe. Jak podał w 1856 r. H. Darcy natężenie przepływu filtracyjnego, czyli ilość wody przepływającej przez środowisko porowate w jednostce czasu, jest proporcjonalne do spadku hydraulicznego, poprzecznego przekroju środowiska filtrującego i współczynnika filtracji:

$$q = k \times j \times f$$

q – natężenie przepływu [m³/s; m³/h; m³/d]
k – współczynnik filtracji [m/s; m/h; m/d]
j – spadek hydrauliczny wyrażony różnicą wysokości słupów wody δh [m] lub różnicą ciśnień na drodze l [m] $j = \delta h / l$
f – powierzchnia przekroju prowadzącego wodę [m²]

Współczynnik filtracji, zwany też współczynnikiem wodoprzepuszczalności, to parametr wyrażający przepuszczalność ośrodka izotropowego dla płynu jednorodnego za jaki uważana jest zwykła woda podziemna. Fizycznie wyraża prędkość filtracji przy spadku hydraulicznym równym jedności, pod warunkiem, że przepływ wody podziemnej podlega liniowemu prawu Darcy'ego. Prędkość wody podziemnej w przekroju poprzecznym F określa równanie (PAZDRO 1983):

$$v = q/f \Rightarrow v = k \times j$$

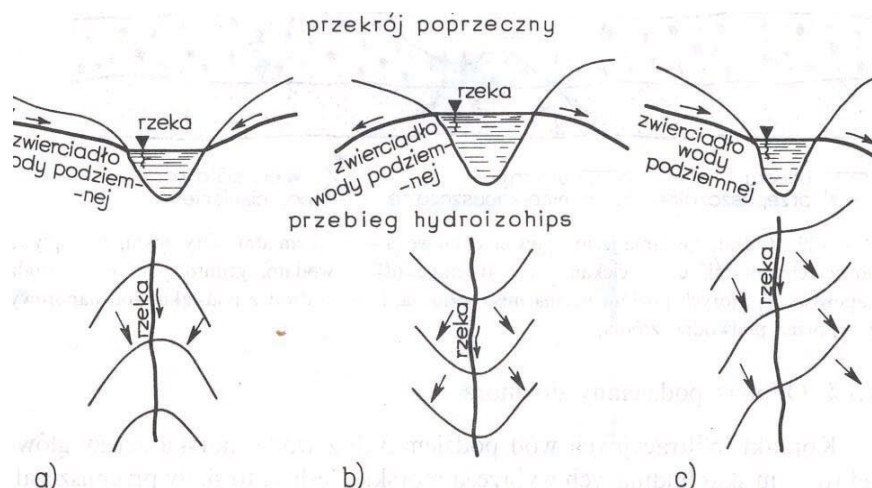
v – prędkość przepływającej wody [m/s]
q – natężenie przepływu [m³/s; m³/h; m³/d]
f – powierzchnia przekroju prowadzącego wodę [m²]
k – współczynnik filtracji [m/s; m/h; m/d]
 $v = k \times j \Rightarrow k = v/j$

Przy spadku hydraulicznym równym 1, prędkość filtracji jest równa współczynnikowi filtracji:

$$j = 1 \Rightarrow k = v$$

Współczynnik filtracji określa prędkość wody podziemnej (SŁOWNIK HYDROGEOLOGICZNY 1997). Wielkość współczynnika filtracji zależy od: uziarnienia ośrodka skalnego, ciężaru właściwego cieczy, temperatury cieczy, lepkości cieczy. Utwory, których współczynnik filtracji jest większy niż 10⁻³ cm/s są uważane za wodonośne (Tabela 1).

Największe znaczenie dla strefy hyporeicznej mają płytkie wody podziemne występujące w pierwszym poziomie wodonośnym (BRUNKE i współaut. 1998a). Głębokość ich występowania i rzeźba terenu w znaczący sposób decydują o ich powiązaniu z siecią wód powierzchniowych. Uzupełnianie zbiorników wód podziemnych uza-



Ryc. 3. Związek wód podziemnych i powierzchniowych (BAJKIEWICZ-GRABOWSKA i MIKULSKI 1999).

a) rzeka drenuje wody podziemne, b) rzeka zasila wody podziemne, c) rzeka na jednym brzegu drenuje wody podziemne, a na drugim zasila je.

leżnione jest od przepuszczalności podłoża (EDWARDS 1998, EDWARDSON i współaut. 2003).

Strefa hyporeiczna funkcjonuje w trzech różnych układach:

a) wody powierzchniowe zasilają wody podziemne – strefa infiltracji lub downwellingu;

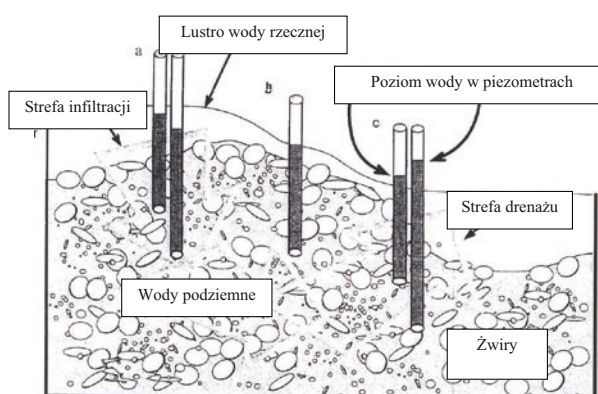
b) wody podziemne zasilają wody powierzchniowe – strefa drenażu, upwellingu lub eksfiltracji;

c) wody powierzchniowe i podziemne w niewielkim stopniu kontaktują się ze sobą (BRUNKE i GONSER 1997, BRUNKE i współaut. 1998a).

Ustalenie związku pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi ma ogromne znaczenie dla interpretacji funkcjonowania tego ekosystemu. Najprostszą metodą jest kartowanie wód podziemnych i wykreślenie mapy hydroizohips lub linii prądu (JEKATIERYNCHUK-RUDCZYK 2006). Ze względu na dynamikę zwierciadła wody podziemnej, pomiary muszą być wykonane w tym samym czasie. Po wygięciu hydroizohips poznajemy związek wód powierzchniowych i podziemnych (Ryc. 3a, b, c). Związek wód podziemnych z powierzchniowymi może być bardziej złożony. Rzeka jednostronnie może zasilać wody podziemne, drenować wody podziemne lub nie wykazywać związku z nimi (HOEHN 1998). Generalnie rzeki mają charakter drenujący, aczkolwiek zdarzają się rzeki o zmiennym charakterze: z drenującej do infiltrującej, np.; w wyniku gwałtownych opadów, gdy poziom wody podnosi się. Przy niskich stanach wód rzeka jest drenująca, przy

wysokich może zasilać wody podziemne (Ryc. 2a, b).

Do ustalenia związku pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi można też zastosować inne metody (WINTER 2002). W przypadku zależności wód jeziornych i podziemnych stosuje się metodę bilansowania zasobów wodnych, modelowanie matematyczne oparte na pomiarach hydrologicznych. Do analizy zależności wód płynących i podziemnych powszechnie używa się metody analizy hydrogramu odpływu, mierników wsiąkania, pomiarów wydajności źródeł czy metod chemicznych (WINTER 2002). Stosunkowo prostą metodą określania związku wód powierzchniowych



Ryc. 4. Zróżnicowanie związku wód podziemnych i powierzchniowych w korycie rzecznej (EDWARDS 1998).

a) strefa infiltracji (downwelling), b) brak kontaktu wód podziemnych i powierzchniowych, c) strefa drenażu (upwelling).

i podziemnych są hydrometryczne pomiary ustabilizowanego zwierciadła wód podziemnych w zamontowanych piezometrach (Ryc. 4) (EDWARDS 1998, WINTER 2002). Coraz częściej

związek wód podziemnych i powierzchniowych ustalany jest przy użyciu izotopu tlenu O^{18} (VAN DER HOVEN i współaut. 2005).

ZMIENNOŚĆ HYDROCHEMICZNA WÓD POWIERZCHNIOWYCH, INTERSTYCJALNYCH I PODZIEMNYCH

Warunki hydrochemiczne decydują o występowaniu związków rozpuszczonych w wodzie, możliwości ich migracji i wykorzystania przez organizmy zasiedlające strefę hyporeiczną, sorpcję niektórych jonów przez minerały ilaste i nagromadzoną materię organiczną (HARVEY i FULLER 1998, BRUNKE 1998, HOEHN 1998, CHAPELLE 2000, LOVLEY i ANEDRSON 2000). Rola strefy hyporeicznej w transformacji jakości wody uzależniona jest od stopnia przekształcenia środowiska naturalnego (HANCOCK 2002).

Duże znaczenie dla funkcjonowania organizmów w strefie hyporeicznej ma temperatura wody, jej odczyn oraz rozpuszczone w niej gazy. Zmiany temperatury wody interstycjalnej determinowane są zmianami temperatury powietrza atmosferycznego i wód powierzchniowych (COZZETTO i współaut. 2006). Wody podziemne cechują się stałą temperaturą, Średnia roczna temperatura wód gruntowych w Polsce oscyluje w granicach $8^{\circ}C$. Generalnie, wody podziemne są cieplejsze od powierzchniowych zimą, a chłodniejsze latem (JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK 2005b). Zmiany temperatury wód interstycjalnych uzależnione są od związku pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi: w strefie drenażu będą one obniżać temperaturę wód interstycjalnych latem, a podwyższać zimą, w strefie infiltracji będzie odwrotnie, co potwierdzają badania rzeki Speed w Kanadzie (HENDRICKS i WHITE 1995, FRANKEN i współaut. 2001). Analiza warunków termicznych wody strefy hyporeicznej szwajcarskiej rzeki Töss wykazała duży wpływ temperatury wód powierzchniowych na temperaturę wód interstycjalnych (BRUNKE i współaut. 1998a).

Odczyn wód interstycjalnych jest niższy niż w wodach powierzchniowych. SCHWOERBEL (1967) stwierdził, że pH w wodach rzecznych spada gwałtownie w miarę oddalania się od strefy brzegowej i wraz ze wzrostem głębokości. Często spadek ten sięga 1 jednostki pH. Spostrzeżenia te zostały potwierdzone w badaniach HUSMANNA (1971) oraz WILLIAMSA i HYNESA (1974). Stwierdzono, że odczyn wód rzecznych wahał się w grani-

cach 7,5–8,0 pH, a interstycjalnych na głębokości 20 cm w przedziale 6,0–7,5 pH. Ponadto zmienność odczynu wód interstycjalnych jest większa niż powierzchniowych. Związane jest to ze zwiększonym czasem retencji wód w strefie hyporeicznej oraz lokalnymi czynnikami abiotycznymi i biotycznymi. Podobne zależności uzyskano w badaniach rzeki Speed oraz rzekach północnej części stanu Michigan (HENDRICKS 1993, FRANKEN i współaut. 2001).

Najistotniejsze znaczenie dla funkcjonowania hydrobiontów w strefie hyporeicznej wywierają stężenia rozpuszczonego w wodzie tlenu i dwutlenku węgla. Rozpuszczone w wodzie gazy warunkują też przebieg wielu reakcji chemicznych transformujących występujące w wodzie związki. Generalnie mniejszy stopień wysycenia wody tlenem występuje latem, ponieważ w wyższej temperaturze występuje większe zużycie mikrobiologiczne (PENNAK i WARD 1986). W wielu przypadkach w strefie hyporeicznej notuje się niewielki stopień wysycenia wody tlenem na głębokości 30–50 cm. Na stężenia tlenu w wodach interstycjalnych wywierają wpływ różne czynniki: pochodzenie wód interstycjalnych, aktywność respiracji w osadach oraz czas retencji wody w strefie podpowierzchniowej. W wodach interstycjalnych pochodzących z bezpośredniej infiltracji wód powierzchniowych mogą występować wysokie stężenia tlenu w górnej warstwie. W strefie drenażu stężenia tlenu mogą być bardzo zróżnicowane, ale zwykle mniejsze niż w wodach powierzchniowych. W rzekach, w których współczynnik porowatości osadów dennych jest wysoki (Tabela 1), stężenia tlenu w wodach interstycjalnych mogą być znacznie większe. W badaniach rzeki Töss stwierdzono dobre natlenienie wód interstycjalnych w strefie drenażu (Tabela 2) (BRUNKE 1998). Średnie stężenia tlenu były zbliżone do notowanych w strefie infiltracji i braku kontaktu wód powierzchniowych i podziemnych. Podobną zależność uzyskano w badaniach rzeki Speed (Ryc. 5) (FRANKEN i współaut. 2001). Generalnie mniejszy stopień wysycenia wody

Tabela 2. Średnie wartości wybranych parametrów fizyczno-chemicznych wody w strefie hyporeicznej o różnym zasilaniu (BRUNKE 1998).

D – strefa infiltracji; PP – poziomy przepływ wody powierzchniowej i podziemnej; U – strefa drenażu.

Strefa	Głębokość	pH	EC	Tlen	BZT ₅	N-NH ₄	N-NO ₂	N-NO ₃	DOC
	cm		μS/cm	mg/l	mg/l	μg/l	μg/l	μg/l	mg/l
D	-20	8,2	419	11,5	2,0	22,6	4,2	1836	1,6
	-50	7,8	436	9,8	1,8	5,4	2,8	1904	1,6
	-100	7,5	459	7,8	0,8	3,0	0,3	2092	1,0
	-150	7,5	456	7,8	0,9	3,4	0,2	2074	1,1
PP	-20	8,2	426	11,1	2,2	13,9	3,9	1856	1,4
	-50	7,8	436	9,2	1,3	7,0	1,1	1978	1,3
	-100	7,6	442	8,4	0,8	8,4	0,2	2077	1,2
	-150	7,6	449	8,5	0,6	5,8	0,2	2118	1,2
U	-20	7,8	441	9,9	1,9	8,8	2,4	1994	1,3
	-50	7,6	448	9,2	1,3	5,7	0,7	2088	1,3
	-100	7,5	451	8,6	1,0	4,7	0,1	2156	1,2
	-150	7,5	452	8,4	0,8	4,7	0,1	2190	1,2

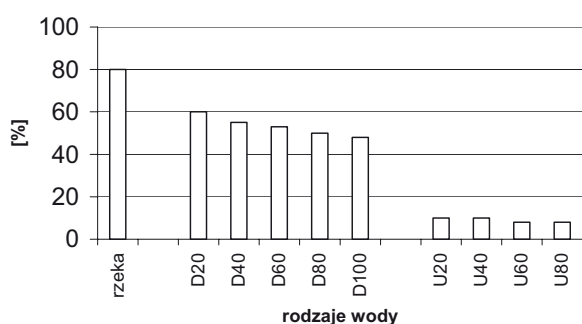
tlenem występuję w wodach podziemnych, większy w wodach interstycjalnych, a największy w powierzchniowych (JEKATIERYN-CZUK-RUDCZYK 2005b).

W wodach interstycjalnych notowano większe stężenia CO₂ niż w wodach powierzchniowych (HUSMANN 1971, BRUNKE i współaut. 1998a). Podwyższone stężenie CO₂ w wodach strefy hyporeicznej związane jest z wymianą z atmosferą, dłuższym czasem retencji wody w strefie hyporeicznej i większą powierzchnią skolonizowaną przez mikroorganizmy. W strefie hyporeicznej

koncentracja dwutlenku węgla jest uzależniona od intensywności procesu respiracji, którego 90% stanowi aktywność mikrobiologiczna (BRUNKE i współaut. 1995, BRUNKE i GONSER 1997). Zróżnicowanie wartości odczynu wody i stężeń CO₂ determinowane jest też budową geologiczną obszaru wpływającą na tempo obiegu wody (BRUNKE i współaut. 1998b).

Dynamika substancji rozpuszczonych w wodzie zależy od transportu w wodach powierzchniowych i podziemnych oraz od wszystkich procesów związanych z kontaktem wody z dnem koryta cieku i otaczającym je lądem (ALLAN 1998). Transformacja jednych związków chemicznych w inne, przemiany fizyczne (absorpcja, desorpcja i chemiczne strącanie) oraz biologiczne pobierania i uwalnianie wywierają wpływ na substancje rozpuszczone (EDWARDS 1998). Przemiany te stanowią zasadnicze mechanizmy retencji. Transport substancji rozpuszczonych może zachodzić w podłożu, a wymiana między wodą interstycjalną, a wodą w rzece może silnie oddziaływać na dynamikę substancji rozpuszczonych w sąsiadujących ekosystemach wodnych (BRUNKE i GONSER 1997, EDWARDS 1998).

Do głównych parametrów decydujących o trofii środowiska, podlegających dynamice przestrzennej i czasowej w ekosystemach wodnych należy zaliczyć związki węgla, fosforu i azotu. Zróżnicowanie stężeń i los tych

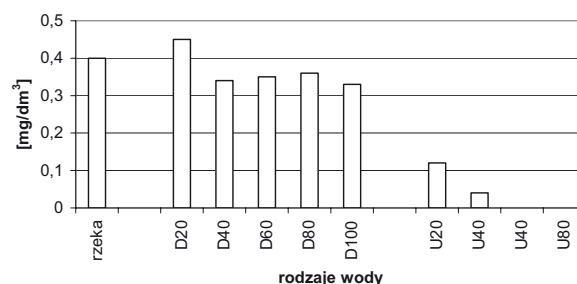


Ryc. 5. Średni stopień wysycenia wody tlenem wód rzecznych i interstycjalnych (FRANKEN i współaut. 2001).

D20, D40, D60, D80, D100 – głębokość wody interstycjalnej w cm – strefa infiltracji; U20, U40, U60, U80 – głębokość wody interstycjalnej w cm – strefa drenażu.

parametrów w strefie hyporeicznej związany jest z cechami środowiska i wpływa na biologiczne funkcjonowanie ekotonu. Dynamika czasowo-przestrzenna dotyczy większości parametrów chemicznych określających jakość wód powierzchniowych, hyporeicznych i podziemnych (HENDRICKS i WHITE 1995).

Główne zasoby węgla w wodach to węgiel nieorganiczny występujący w postaci ditlenku węgla i jonów wodorowęglanowych. Obecność różnych postaci węgla nieorganicznego w wodzie odgrywa szczególnie ważną rolę w kontroli odczynu wód naturalnych (BRUNKE i GONSER 1997). Nieorganiczny węgiel w wodzie stanowi pierwotny substrat do syntezowania autochtonicznej materii organicznej. Ważną rolę w ekosystemach wodnych odgrywa też węgiel organiczny o frakcji grubocząsteczkowej, drobnocząsteczkowej i rozpuszczonej (ALLAN 1998). Rozpuszczony i cząsteczkowy węgiel organiczny podlega abiotycznym i biotycznym przemianom w wodach. Część zasobów eksportowana jest z biegiem rzeki, ale część może być magazynowana w strefie hyporeicznej (ZIELIŃSKI i JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK 2007). Naturalne systemy rzeczne mogą mieć dużą zdolność retencji węgla organicznego zarówno w obrębie tarasów rzecznych, jak i dna (HANCOCK 2002). W środowiskach tego typu eksportowana jest tylko część materii rozpuszczonej i rozdrobnionej. Magazynowaniu materii organicznej w strefie hyporeicznej sprzyja infiltracja wód powierzchniowych do wód podziemnych lub brak związku pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi. Ważnym czynnikiem jest też prędkość przepływu



Ryc. 6. Średnie stężenia N-NO₃ w wodach rzecznych i interstycjalnych (FRANKEN i współaut. 2001).

D20, D40, D60, D80, D100 – głębokość wody interstycjalnej w cm – strefa infiltracji; U20, U40, U60, U80 – głębokość wody interstycjalnej w cm – strefa drenażu.

wody podyktowana współczynnikiem filtracji osadów, warunkująca czas retencji wody w osadach. Nie bez znaczenia są stany wód podziemnych. W okresach wysokich stanów zgromadzona w strefie hyporeicznej materia organiczna dopływa do wód powierzchniowych, głównie w rzekach o drenażowym charakterze.

Rozpuszczony węgiel organiczny (DOC) pobierają mikroorganizmy, szczególnie bakterie, włączając go w biomasę. DOC może być konsumowany przez inne mikroorganizmy i niektórych przedstawicieli bezkręgowców. Cząsteczkowy węgiel organiczny (POC) jest podłożem dla mikroorganizmów oraz jest bezpośrednio zjadany przez konsumentów. Konsekwencją tego procesu jest powstawa-

Tabela 3. Współczynniki korelacji pomiędzy parametrami fizyczno-chemicznymi wody w strefie hyporeicznej rzeki Töss, a liczebnością i produkcją bakteryjną (poziomy istotności: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$) (BRUNKE 1998).

Parametry	Liczebność bakterii	Produkcja bakteryjna
Temperatura	0,69***	0,66***
Tlen rozpuszczony	0,54***	0,42*
BZT ₅	0,61***	0,50**
Odczyn wody	0,78***	0,72***
Przewodność właściwa wody	-0,74***	-0,66***
Azot azotynowy N-NO ₂	0,80***	0,70***
Azot azotanowy N-NO ₃	-0,13	-0,19
Rozpuszczony węgiel organiczny DOC	0,66***	0,63***
Cząsteczkowy węgiel organiczny POC	0,84***	0,81***
Azot cząsteczkowy PN	0,90***	0,87***
POC/PN	-0,73***	-0,73***

nie ditlenku węgla. Stwierdzono istotną dodatnią zależność pomiędzy stężeniem DOC i POC w wodach interstycjalnych, a produkcją i liczebnością bakterii (Tabela 3) (BRUNKE 1998).

Fosfor jest pierwiastkiem biofilnym, nieodzownym do życia wszystkich organizmów. Oznaczenia form fosforu w wodach interstycjalnych wykonywano stosunkowo rzadko. SCHWOERBEL (1967) stwierdził, że stężenia ortofosforanów w wodzie strefy hyporeicznej są większe niż w wodach powierzchniowych. VALLET i współaut. (1990) odkryli, że związki azotu i fosforu z wód interstycjalnych wzbogacają wody powierzchniowe. Powyższe spostrzeżenia potwierdzają badania HENDRIKSA i WHITE'A (1995), w których wykazano znacznie większe stężenia fosforu nieorganicznego w wodach podziemnych niż powierzchniowych w różnych sezonach badawczych roku hydrologicznego. W okresie letnim wody strefy hyporeicznej mogły być znacznym źródłem ortofosforanów dla wód powierzchniowych przyczyniając się do ich eutrofizacji (TRISKA i współaut. 1989).

Strefa hyporeiczna spełnia funkcję stery buforowej w stosunku do związków azotu, ponieważ pierwiastek ten podlega tu retencji i transformacji (HINKLE i współaut. 2001, HEFTING i współaut. 2006). Cykl krążenia azotu w wodach powierzchniowych, interstycjalnych i podziemnych jest złożony (GROFFMAN i współaut. 1998, SHIBATA i współaut. 2004). Organizmy autotroficzne, bakterie i grzyby asymilują azot w nieorganicznych formach rozpuszczonych, preferując jony amonowe (JANCARKOVA i współaut. 1997). Azot amo-

nowy jest regenerowany przez wydalenie i rozkład, a jego stężenia są w pewnym stopniu buforowane w reakcjach sorpcji – desorpcji na cząstkach koloidalnych i materii organicznej. Proces nityfikacji–denityfikacji prowadzi do strat azotu, ponieważ amoniak jest najpierw przeprowadzany w azotany, a następnie w azot gazowy. W dobrze natlenionych żwirowych osadach dennych rzek denityfikacja powinna mieć niewielkie konsekwencje. W głębszych partiach osadów, gdzie stężenie tlenu jest niskie, denityfikacja może mieć duże znaczenie i może tam dojść do akumulacji amoniaku (KELLMAN i HILLAIRE-MARCEL 1998). Intensywne przekształcanie związków azotu zachodzi w aneiarobowej części strefy hyporeicznej, szczególnie tam gdzie występują przemiany aerobowo–aneiarobowe odpowiedzialne za nityfikację i denityfikację (SHEIBLEY i współaut. 2003). Stwierdzono istotne różnice w przekształceniu związków azotowych w strefie drenażu i infiltracji (Ryc. 6) (FRANKEN i współaut. 2001). Badania rzeki Speed dowiodły, że natężenie procesu denityfikacji w wodach powierzchniowych i interstycjalnych zasilanych powierzchniowymi może być znacznie większe (STOREY i współaut. 2004), mimo większej koncentracji w nich tlenu. Retencja azotu miała miejsce w strefie drenażu. Niewielkie zróżnicowanie mineralnych form azotu w różnych hydrologicznie strefach hyporeicznych stwierdzono w rzece Töss (Tabela 2) (BRUNKE 1998). Zróżnicowanie procesów transformacji azotu w strefie hyporeicznej jest bardzo duże i wymaga dalszych badań.

BIOLOGICZNA CHARAKTERYSTYKA STREFY HYPOREICZNEJ

Niemal wszystkie oświetlone powierzchnie w wodach (dno nisz źródłowych, dużych rzek i strumieni oraz jezior) stanowią podłoże dla zespołów peryfitonu i bentosu (ALLAN 1998). Największe znaczenie dla funkcjonowania strefy hyporeicznej, zbudowanej ze skał osadowych okruchowych (kamienie, żwir, piasek), ma epiliton. Dużą rolę w przekształceniu materii organicznej i zużyciu tlenu w wodzie strefy hyporeicznej odgrywają mikroorganizmy bentosowe (EDWARDS 1998). Do głównych gatunków epilitonu należą okrzemki, mogą też występować zielenice i sinice (ALLAN 1998). Oprócz organizmów autotroficznych w skład epilitonu wchodzi bakterie, grzyby,

pierwotniaki oraz mejofauna. Stwierdzono istotną różnicę w wielkości organizmów epilitonu zasiedlających różne części strefy hyporeicznej. Komórki bakterii i pierwotniaków na powierzchni osadów dennych były dwukrotnie większe niż pochodzące z wody pobieranej piezometrami. Znaczenie organizmów epilitonowych jest ogromne (CLARET i współaut. 1998, DENT i CURRO 1999, BUTTURINI i współaut. 2000, CHAPELLE 2000). W rzece Steina w Niemczech biomasa bakterii zasiedlających strefę hyporeiczną równała się biomase hyporeicznej i bentosowej fauny (FISHER i współaut. 1998). Produkcja bakteryjna w wodzie interstycjalnej była 10 razy większa od zwierzęcej i równała się produk-

cji glonów zasiedlających strefę hyporeiczną. Produkcja mikroorganizmów zależy od wielu uwarunkowań środowiskowych, a szczególnie od obfitości i dostępności substratów organicznych (ALLAN 1998). Produkcja bakteryjna może być wykorzystywana przez drobnych konsumentów lub eksportowana w dół systemu rzeczno (CHAPELLE 2000). Strefa hyporeiczna sprzyja akumulacji przekształconych związków organicznych.

Respiracja epilitonu może decydować o gradiencie tlenowym w wodzie interstycjalnej. Respiracja bakteryjna w strefie hyporeicznej jest częścią całkowitego metabolizmu rzeczno, a jej wielkość może przewyższać respirację innych grup organizmów. Wielkość respiracji mikrobiologicznej w strefie hyporeicznej rzeki Steina sięgała 96% (FISHER i współaut. 1998). W osadach rzecznych zachodzi znacznie większa respiracja bakteryjna niż w toni wodnej.

Mikroorganizmy porastające różnego rodzaju podłoża określane są często mianem biofilmu. Są one głównym miejscem wiązania materii organicznej (HENDRICKS 1993). Ogromną rolę ekologiczną odgrywają one w małych strumieniach i niszach źródeł nizinnych. W skład biofilmu oprócz organizmów heterotroficznych wchodzi egzoenzymy i cząstki detrytus tkwiące w galaretowatej masie polisacharydowej. Mikroorganizmy mogą zasiedlać całą strefę hyporeiczną. Ich biomasa, liczebność i produkcja może być zróżnicowana w zależności od warunków hydrologicznych (BRUNKE 1998). Liczebność bakterii w wodach interstycjalnych może nawiązywać do jakości wody (FRANKEN i współaut. 2001). Największą wprost proporcjonalną zależność stwierdzono pomiędzy liczebnością bakterii, produkcją bakteryjną, a stężeniami cząsteczkowego węgla organicznego i azotu cząsteczkowego w wodzie (Tabela 3). Nie bez znaczenie pozostawały też inne cechy wody (BRUNKE 1998).

Liczebność bakterii w strefie hyporeicznej waha się $1,63 \times 10^5$ do $4,78 \times 10^8$ /ml. Największa liczebność notowano na głębokości 50 cm bez względu na charakter związku wód powierzchniowych i podziemnych (BRUNKE 1998). Liczebność bakterii, ich biomasa i produkcja, oprócz istotnej roli w transformowaniu materii organicznej, wpływa też na liczebność organizmów bezkręgowych. Wprost proporcjonalną zależność stwierdzono pomiędzy liczebnością bakterii i liczebnością Chironomidae, Ostracoda, Oligochaeta (BRUNKE 1998).

Wody znajdujące się pod powierzchnią ziemi (w tym wody strefy hyporeicznej) nazywane są stygalem (SKALSKI 1994, EDWARDS 1998). Dla określenia środowiska wód podziemnych, występujących w osadach piaszczysto-żwirowych, używa się określenia – interstycjał. Cechą interstycjału są niewielkie przestrzenie pomiędzy skałami osadowymi okruchowymi. Odmienne warunki życia występują w petrostygale obejmującym szczeliny i próżnie skalne, związanym z wodami szczelinowymi czy krasowymi. Interstycjał zasiedlają głównie mikroformy, a w petrostygale występują też makrofomy. Oprócz wymienionych środowisk życia związanych z wodami podziemnymi wyróżnia się także psammal – specyficzne środowisko życia w mokrych piaskach posiadających szereg cech pośrednich pomiędzy stygalem a powierzchnią.

Stygale zasiedlają głównie organizmy cudzożywne, dla których pokarmem jest materia organiczna dopływająca z powierzchni w postaci detrytus. Zwierzęta migrujące w głąb osadów dennych to fauna hypogeniczna (EDWARDS 1998). Systematyka fauny hyporeicznej nawiązuje do wód podziemnych, a została zaproponowana przez GIBERT (1992). Wyróżniła ona trzy grupy organizmów związanych ze strefą hyporeiczną:

- stygokseny – żyjące w wodach powierzchniowych i na powierzchni strefy hyporeicznej;
- stygofile – wykorzystujące w różnych okresach życia wody powierzchniowe bądź strefę hyporeiczną;
- stygobionty – zasiedlające strefę hyporeiczną.

Stygokseny mogą zasiedlać okresowo płytką warstwę hyporeiczną szczególnie w czasie ekstremalnych zjawisk hydrologicznych (powódzie, wezbrania, niżówki) wykorzystując osady jako schronienie (EDWARDS 1998). W głębszych warstwach strefy hyporeicznej organizmy te giną (SKALSKI 1994). Do drugiej grupy należą również powierzchniowe gatunki eurytypowe, mogące egzystować i rozwijać się w przypowierzchniowej warstwie strefy hyporeicznej i płytkich wodach podziemnych. W klasyfikacji GIBERT (1992) wyróżniono trzy podgrupy tych organizmów:

- organizmy sporadycznie zasiedlające środowisko hyporeiczne;
- amfibionty – organizmy w postaci larwalnej występujące w osadach strefy hyporeicznej; dorosłe osobniki często zasiedlają wody powierzchniowe. Migrują na

Tabela 4. Częstość występowania taksonów fauny w wodach hyporeicznych i podziemnych na przykładzie rzeki Speed w prowincji Ontario w Kanadzie (FRASER i WILLIAMS 1998).

— 0; • 1-20; ● 21-40; ● 41-60; ● 61-80; ● >80 [%]

Taksony	Wody podziemne	Wody interstycjalne
Acari	●	●
Amphipoda		
Hyalellidae	●	—
Bivalvia		
Sphaeridae	—	•
Branchiopoda		
Daphnidae	—	•
Chironomidae		
Chironominae	●	●
Orthocladinae	●	●
Tanypodinae	•	•
Coleoptera		
Elmidae	—	•
Collembola	•	•
Copepoda		
Cyclopoida	●	●
Harpacticoida	●	●
Diptera		
Ceratopogonidae	•	•
Dixidae	•	•
Tipulidae	—	•
Simulidae	—	•
Ephemeroptera		
Caenidae	—	•
Ephemerallidae	—	•
Gastropoda	•	•
Isopoda	•	•
Nematoda	●	●
Oligochaeta		
Lumbriculidae	●	—
Naididae	•	●
Tubificidae	•	•
Ostracoda	•	•
Plecoptera	—	•
Trichoptera		
Helicopsychidae	—	●
Hydropsychidae	—	●

powierzchnię osadów w celu metamorfozy i składania jaj. Złożone na powierzchni osadów

dennych jaja mogą być wmywane do strefy hyporeicznej. Czasem postać larwalna

zasiedla to środowisko w celu dalszego rozwoju (EDWARDS 1998);

– organizmy permanentnie zasiedlające środowisko hyporeiczne (*Acanthocyclops vireidis*).

Wśród stygobiontów hyporeicznych wyróżniono dwie grupy:

– organizmy ubikwistyczne zasiedlające osady wód podpowierzchniowych oraz występujące w jaskiniach (*Niphargus arndti*);

– organizmy freatobiontyczne zasiedlające tylko środowisko podziemne (*Salendinella delamarei*).

Fauna podziemna przybiera unikalne formy i wykazuje wiele cech adaptacyjnych do życia w środowisku hyporeicznym (BRETSCHKO 1992, DANIEŁOPOŁ 1989). Charakterystyczną cechą tych organizmów są ich niewielkie rozmiary, stają się one wysmukłe i elastyczne, co ułatwia im przemieszczanie się w osadach. Stwierdzono istotną zależność pomiędzy wielkością organizmów interstycjalnych i porowatością osadów budujących strefę hyporeiczną (OLSEN i TOWNSEND 2003). Stygobionty, z powodu braku pigmentu, są białe lub niemal przezroczyste oraz nie posiadają oczu. Wykazują też specyficzne przystosowania biologiczne do środowiska hyporeicznego: aperiodyczność w rozwoju, stenotermie, zwolnienie metabolizmu i fotofobizm.

Do fauny żyjącej w strefie hyporeicznej zalicza się bezkręgowce reprezentujące następujące gromady i rzędy: Oligochaeta, Nematoda, Gastropoda, Bivalvia, Crustacea (Ostracoda, Copepoda, Amphipoda, Isopoda), Arachnida (Acarina), Insecta (Collembola, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera) (FRASER i współaut. 1996; EDWARDS 1998; TREONIS i współaut. 1999; WILLIAMS 1984, 2003; FOWLER i DEATH 2001). Większość wymienionych taksonów występuje też w wodach podziemnych, jednak częstość ich występowania jest znacznie mniejsza niż w wodach hyporeicznych (Tabela 4) (FRASER i WILLIAMS 1998). W strefie hyporeicznej stwierdzono znacznie większą różnorodność i częstość występowania taksonów. Jedynie w przypadku Collembola, Gastropoda i Isopoda nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w częstości występowania organizmów pomiędzy dwoma rodzajami wód (Tabela 4).

Zróźnicowanie fauny hyporeicznej może być determinowane przez warunki fizyczne i chemiczne występujące w strefie hyporeicznej (HAHN 2005, HAHN i MATZKE 2005). Badania fauny hyporeicznej w strefie drenażu i infiltracji w rzece Speed wykazały istotny wpływ warunków środowiskowych na jej liczebność (Tabela 5). Większe zagęszczenie fauny hyporeicznej odnotowano w strefie infiltracji wód powierzchniowych do pod-

Tabela V Średnie zagęszczenie taksonów/60 g osadów na trzech głębokościach (20, 40, 60 cm) w strefie infiltracji (D) i drenażu (U) (FRANKEN i współaut. 2001).

Taxon	D20	D40	D60	U20	U40	U60
Oligochaeta	1,2	0,4	0,4	1,1	0,4	0,4
Nematoda	0,3	0,7	0,4	0,5	0,1	0,2
Gastropoda	0,7	-	-	0,3	-	-
Bivalvia	0,2	-	-	0,1	0,2	-
Ostracoda	-	0,2	-	0,4	0,2	0,2
Copepoda	0,5	0,6	-	0,7	-	0,3
Acari	2,5	1,3	1,1	0,3	0,2	-
Collembola	0,3	0,2	0,8	0,4	0,2	0,7
Ephemeroptera	1,1	0,4	0,3	0,6	-	-
Plecoptera	1,7	5,6	0,9	2,0	0,4	0,1
Trichoptera	1,4	0,5	0,7	0,8	0,1	-
Coleoptera	4,6	1,2	2,0	0,8	-	0,1
Diptera:Chironomidae	11,0	9,0	3,3	17,2	5,8	2,8
Tanypodinae	0,7	0,1	0,1	0,5	-	-
Chironomini	1,4	1,6	0,4	1,6	0,5	0,3
Orthocladiinae	6,2	4,3	2,1	4,0	2,5	1,1
Tanytarsini	2,2	1,7	0,5	9,0	1,7	1,0
Unidentified	0,5	1,3	0,1	2,1	1,2	0,3
Diptera:pozostałe						
Ceratopogonidae	0,5	0,8	0,1	-	-	0,2
Zagęszczenie całkowite	26,0	20,8	10,0	25,1	7,8	5,1

ziemnych. Wspólną cechą strefy drenażu i infiltracji było zmniejszanie się zagęszczenia fauny i liczby taksonów wraz ze wzrostem głębokości. Najbardziej licznymi taksonami fauny w obu typach strefy hyporeicznej były Chironomidae, występujące na wszystkich głębokościach. Stwierdzono istotną zależność pomiędzy liczebnością fauny hyporeicznej a stężeniem rozpuszczonego tlenu, temperaturą wody, stężeniem azotanów i zawartością

detrytus (BRUNKE i GONSER 1997, SOPHOCLEOUS 2002, OLSEN i TOWNSEND 2003). Analizy statystyczne wykazały, że większe znaczenie dla liczebności i zróżnicowania gatunkowego fauny hyporeicznej ma jakość wody (uzyskano większe współczynniki korelacji), niż warunki hydrogeologiczne (drenaż-infiltracja) w środowisku hyporeicznym (FRANKEN i współaut. 2001).

PODSUMOWANIE

W osadach nisz źródłiskowych, korytach rzek, jeziorach istnieje specyficzna strefa pomiędzy wodami podziemnymi i powierzchniowymi zwana strefą hyporeiczną (SH). Procesy w niej zachodzące wpływają na jakość wód powierzchniowych i podziemnych oraz strukturę ugrupowań organizmów. Zasięg SH oraz jej rola zależy od wzajemnego związku pomiędzy wodami powierzchniowymi i podziemnymi (np. drenująca lub zasilająca rola rzeki w stosunku do wód podziemnych) oraz od budowy geologicznej obszaru wpływającej na tempo obiegu wody (utwory słabo i dobrze przepuszczalne). Warunki hydrogeologiczne i meteorologiczne warunkują rozwój życia biologicznego oraz tempo przemian biogeochemicznych zachodzących w wodzie strefy hyporeicznej. Wpływają też na okresową możliwość magazynowania substancji chemicznych. Do głównych parametrów jakości wody różnicujących środowiska wód powierzchniowych, interstycjalnych i podziemnych należały: temperaturę, tlen rozpuszczony w wodzie, DOC oraz związki azotu i fosforu. Mniejsze znaczenie różnicujące jakość wody wykazano w przypadku głównych makroelementów. W stre-

fie hyporeicznej następują transformacje stężeń biogenów, głównie DOC, azotu amonowego i azotanowego oraz związków fosforu. W trakcie mineralizacji materii organicznej do wody mogą być uwalniane znaczne ilości azotu, fosforu oraz innych makro- i mikroelementów. Prowadzi to do naturalnego wzbogacania wód powierzchniowych. Występowanie warunków tlenowych i beztlenowych warunkuje proces nitrifikacji i denitrifikacji. Oba procesy zależą też od stężenia DOC, temperatury, jak też tempa obiegu wody. SH wzbogaca wody powierzchniowe w DOC, powstający w wyniku intensywnej mikrobiologicznej mineralizacji materii organicznej zdeponowanej w osadach. Niektóre jony docierające do SH mogą w zmieniających się warunkach tlenowych podlegać procesom redukcji. Rola strefy hyporeicznej w transformacji jakości wody uzależniona jest od stopnia przekształcenia środowiska naturalnego.

Zmieniający się w ciągu roku zasięg strefy hyporeicznej oraz zmienność składu chemicznego wody jest powodem dużej dynamiki siedliska w SH, mogącego prowadzić do dużej bioróżnorodności.

THE HYPORHEIC ZONE, ITS FUNCTIONING AND MEANING

Summary

The hyporheic zone is defined as a subsurface volume of sediment and porous space adjacent to a stream through which stream water readily exchanges. Although the hyporheic zone physically is defined by the hydrology of a stream and its surrounding environment, it has a strong influence on stream ecology, and stream biogeochemical cycling. Thus, the hyporheic zone is an important component of the stream ecosystems. The formation of the environmental gradients in the hyporheic zone is highly determined by the hydrologic exchange between surface water and groundwater. The hydrologic exchange can be subdivided into three

types:

- a) infiltration (downwelling surface water)
- b) exfiltration (upwelling interstitial water)
- c) horizontal advection (subsurface flow along the stream).

The exchange of water, nutrients, and organic matter occur in response to variation in discharge and bed topography and porosity.

Although the hyporheic zones extent is controlled by surface-water penetration into the subsurface, hyporheic water is generally composed of a mixture of surface water and groundwater. From a biogeochemical perspective, groundwater is gen-

erally low in dissolved oxygen and enriched in inorganic solutes compared to stream water. Thus, biogeochemical gradients exist within the hyporheic zone between two extremes defined by the surface water and groundwater end members. This makes the hyporheic zone a very active location of biogeochemical transformation of nutrients and other dissolved solutes. The upwelling subsurface water supplies stream organisms with nutrients while the downwelling stream water provides dis-

solved oxygen and organic matter to microbes and invertebrates in the hyporheic zone. Hyporheic biogeochemical processes strongly influence the quality of surface water.

The hyporheic zone is an ecotone between stream water and groundwater environments, combining not only biogeochemical but also physical characteristics of both environments. The hyporheic zone provides an ideal habitat for a wide array of microbes and invertebrates.

LITERATURA

- ALLAN J. D., 1998. *Ekologia wód płynących*. Wyd. Naukowe PWN, Warszawa.
- ALLEY W. M., HEALY R. W., LABAUGH J. W., REILLY T. E., 2002. *Flow and Storage in Groundwater Systems*. Science 296, 1985–1990.
- ANGELIER E., 1953. *Recherches écologiques et biogéographiques sur la faune des sables submergées*. Arch. Zool. Exp. Gen. 90, 37–161.
- BAJKIEWICZ-GRABOWSKA E., MIKULSKI Z., 1999. *Hydrologia ogólna*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- BOULTON A. J., FINDLAY S., MARMONIER P., STANLEY E. H., VALLETT H. M., 1998. *The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 29, 59–81.
- BRETSCHKO G., 1991. *Bed sediments, groundwater and stream ecology*. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 24, 1957–1960.
- BRETSCHKO G., 1992. *The sediment fauna in the uppermost parts of the impoundment "Altenwörth" (Danube, stream km 2005 and 2007)*. Arch. Hydrobiol. Suppl. 84, 131–168.
- BRUNKE M., 1998. *The Influence of Hydrological Exchange Patterns on Environmental Gradients and Community Ecology in Hyporheic Interstices of a Prealpine River*. Diss ETH 12734, Zurich.
- BRUNKE M., GONSER T., 1997. *The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater*. Freshwater Biol. 37, 1–33.
- BRUNKE M., GONSER T., GRIEDER E., HOEHN E., HUGENBERGER P., 1995. *Der Einfluss von Infiltration und Exfiltration auf die Ausbildung physiko-chemischer Gradienten im Hyporheal*. Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Jahrestagung 1995 in Berlin, 317–322.
- BRUNKE M., GONSER T., GRIEDER E., 1998a. *Influence of surface and subsurface flow on distribution of particulate organic matter and inorganic fine particles in perialpine stream sediments*. Conf. Hydrology, Water Resources and Ecology in Headwaters, 371–378.
- BRUNKE M., GONSER T., GRIEDER E., 1998b. *Environmental gradient patterns in hyporheic interstices: A model based on hydrological exchange processes*. [W:] *Advances in River Bottom Ecology*. BRETSCHKO G., HELESIC J. (red.). Backhuys, Leiden, 23–30.
- BUTTURINI A., BATTIN T. J., SABATER F., 2000. *Nitrification in stream sediment biofilms: the role of ammonium concentration and DOC quality*. Water Res. 34, 629–639.
- CHAPELLE F. H., 2000. *The significance of microbial processes in hydrogeology and geochemistry*. Hydrogeol. J. 8, 41–46.
- CHAPPUIS P. A., 1942. *Eine neue Methode zur Untersuchung der dwasserfauna*. Acta sc. math. at. University of Francico-Josephina 6, 1–7.
- CHELMICKI W., 2002. *Woda. Zasoby, degradacja, ochrona*. Wyd. Naukowe PWN, Warszawa.
- CHELMICKI W., 1997. *Degradacja i ochrona wód*. Wyd. UJ Instytut Geografii, Kraków.
- CLARET C., MARMONIER P., BRAVARD J. P., 1998. *Seasonal dynamics of nutrient and biofilm in interstitial habitats of two contrasting riffles in a regulated large river*. Aquatic Sci. 60, 33–55.
- COZZETTO K., MCKNIGHT D., NYLEN T., FOUNTAIN T., 2006. *Experimental investigations into processes controlling stream and hyporheic temperatures, Fryxell Basin, Antarctica*. Adv. Water Resources 29, 130–153.
- DANIELOPOL D. L., 1982. *Phreatobiology reconsidered*. Polskie Archiwum Hydrobiologii 29, 375–386.
- DANIELOPOL D. L., 1989. *Groundwater fauna associated with riverine aquifers*. J. North Am. Bentol. Soc. 8, 18–35.
- DANIELOPOL D. L., MARMONIER P., 1992. *Aspects of research on groundwater along the Rhone, Rhine and Danube*. Regul. Rivers 7, 5–16.
- DENT C. L., CURRO H. J., 1999. *Modelling nutrient-periphyton dynamics in streams with surface-subsurface exchange*. Ecol. Modelling 122, 97–116.
- EDWARDS R. T., 1998. *The hyporheic zone*. [W:] *River Ecology and Management*. NAIMAN R. J., BILBY R. E. (red.). Lessons from the Pacific Coastal Ecoregion. Springer, New York, 399–429.
- EDWARDSON K. J., BOWDEN W. B., DAHM C., MORRICE J., 2003. *The hydraulic characteristics and geochemistry of hyporheic and parafluvial zones in Arctic tundra streams, north slope, Alaska*. Adv. Water Resources 26, 907–923.
- FISHER S. G., GRIMM N. B., MARTÍ E., HOLMES R. M., JONES J., JEREMY B., 1998. *Material Spiraling in Stream Corridors: A Telescoping Ecosystem Model*. Ecosystems 1, 19–34.
- FOWLER R. T., DEATH R. G., 2001. *The effect of environmental stability on hyporheic community structure*. Hydrobiologia 445, 85–95.
- FOLWER R. T., SCARROOK M. R., 2002. *Influence of hydrologic exchange patterns on water chemistry and hyporheic invertebrate communities in three gravel-bed rivers*. N. Z. J. Marine Freshwater Res. 36, 471–482.
- FRANKEN R. J. M., STOREY R. G., WILLIAMS D., 2001. *Biological, chemical and physical characteristics of downwelling and upwelling zones in the hyporheic zone of a north-temperate stream*. Hydrobiologia 444, 183–195.
- FRASER B. G., WILLIAMS D. D., HOWARD K. W. F., 1996. *Monitoring Biotic and Abiotic Processes Across The Hyporheic/Groundwater Interface*. Hydrogeol. J. 4, 36–50.
- FRASER B. G., WILLIAMS D. D., 1998. *Seasonal boundary dynamics of a groundwater/ surface water ecotone*. Ecology 79, 2019–2031.
- GIBERT J., 1992. *Groundwater ecology from the perspective of environmental sustainability*. Proceedings of the First International Conference on Groundwater Ecology. [W:] *American Water*

- Resources Association. STANFORD J. A., SIMONS J. J. (red.). Bethesda, MD, 3–13.
- GROFFMAN P. M., GOLD A. J., JACINTHE P. A., 1998. *Nitrous oxide production in riparian zones and groundwater*. Nutr. Cycl. Agroecosyst. 52, 179–186.
- HAHN H. J., 2005. *Unbaited phreatic traps: A new method of sampling stygofauna*. Limnologica 35, 248–261.
- HAHN H. J., MATZKE D., 2005. *A comparison of stygo-fauna communities inside and outside groundwater bores*. Limnologica 35, 31–44.
- HANCOCK P. J., 2002. *Human Impacts on the Stream-Groundwater Exchange Zone*. Environ. Manage. 29, 763–781.
- HARVEY J. W., FULLER CH. C., 1998. *Effect of enhanced manganese oxidation in the hyporheic zone on basin-scale geochemical mass balance*. Water Resources Res. 34, 623–636.
- HEFTING M., BELTMAN B., KARSSSENBERG D., REBEL K., VAN REISSEN M., SPIJKER M., 2006. *Water quality dynamics and hydrology in nitrate loaded riparian zones in the Netherlands*. Environ. Pollut. 139, 143–156.
- HENDRICKS S. P., 1993. *Microbial ecology of the hyporheic zone: a perspective integrating hydrology and biology*. J. North Am. Benthol. Soc. 12, 70–78.
- HENDRICKS S. P., WHITE D. S., 1995. *Seasonal biogeochemical patterns in surface water, subsurface hyporheic, and riparian ground water in a temperate stream ecosystem*. Arch. Hydrobiol. 134, 459–490.
- HINKLE S. R., DUFF J. H., TRISKA F. J., LAENEN A., GATES E. B., BENCALA K. E., WENTZ D. A., SILVA S. R., 2001. *Linking hyporheic flow and nitrogen cycling near the Willamette River – a large river in Oregon, USA*. J. Hydrol. 244, 157–180.
- HOEHN E., 1998. *Solute exchange between river water and groundwater in headwater environments*. Conf. Hydrology. Water Resources and Ecology in Headwaters 248, 165–171.
- HUSMANN S., 1971. *Eine neue Methode zur Entnahme von Interstitialwasser aus subaquatischen Lockergesteinen*. Arch. Hydrobiol. 68, 519–527.
- JANCARKOVA I., LARSEN T. A., GUJER W., 1997. *Distribution of nitrifying bacteria in a shallow stream*. Water Sci. Technol. 36, 161–166.
- JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK E., 2003. *Procesy hydrochemiczne strefy hyporeicznej małych rzek nizinnych*. XIX Zjazd Polskiego Towarzystwa Hydrobiologicznego, Warszawa.
- JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK E., 2005a. *Transformacja składu chemicznego wody w strefie źródeł nizinnych*. [W:] Stan i antropogeniczne zmiany jakości wód w Polsce. BURCHARD J. (red.). Tom III, UŁ, Łódź, 259–268.
- JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK E., 2005b. *Dynamika termiczna – tlenowa wód interstycjalnych w małych rzekach nizinnych*. Przegląd Geol. 11, 190.
- JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK E., 2006. *Water quality in the hyporheic zone of small lowland rivers*. Polish J. Environ. Stud. 15, 453–456.
- JONES J. R., JEREMY B. L., HOLMES, R. M., 1996. *Surface-subsurface interactions in stream ecosystems*. Trends Ecol. Evol. 11, 239–242.
- KARAMAN S. L., 1935. *Die Fauna untrirdischer Gewässer Jugoslawiens*. Verh. Intern. Verein. Theoret. Angewandte Limnol. 7, 46–53.
- KELLMAN L., HILLAIRE-MARCEL C., 1998. *Nitrate cycling in streams: using natural abundances of NO_3^- $\delta^{15}\text{N}$ to measure in situ denitrification*. Biogeochemistry 43, 273–292.
- LAMBS L., 2004. *Interactions between groundwater and surface water at river banks and the confluence of rivers*. J. Hydrol. 288, 312–326.
- LOVLEY D. R., ANDERSON R. T. 2000. *Influence of dissimilatory metal reduction of fate of organic and metal contaminants in the subsurface*. Hydrogeol. J. 8, 77–88.
- LWOWICZ M. I., 1979. *Zasoby wodne świata*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- OLESN D. A., TOWNSEND C. R., 2003. *Hyporheic community composition in a gravel-bed stream: influence of vertical hydrological exchange, sediment structure and physicochemistry*. Freshwater Biol. 48, 1363–1378.
- ORGHIDAN T., 1959. *Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers, der hyporheische Biotop*. Arch. Hydrobiol. 55, 392–414.
- PACKMAN A. I., SELEHIN M., 2003. *Relative roles of stream flow and sedimentary conditions in controlling hyporheic exchange*. Hydrobiologia 494, 291–297.
- PAZDRO Z., 1983. *Hydrogeologia ogólna*. Wyd. Geol., Warszawa.
- PENNAK R. W., WARD J. V., 1986. *Interstitial fauna communities of the hyporheic and adjacent groundwater biotopes of a Colorado mountain stream*. Arch. Hydrobiol. Suppl. 74, 356–396.
- RUNKEL R. L., MCKNIGHT D. M., RAJARAM H., 2003. *Modeling hyporheic zone processes*. Adv. Water Res. 26, 901–905.
- SCHWOERBEL J., 1967. *Das hyporheische interstitial als Grenzbiotop zwischen oberirdischem und subterranem Ökosystem und seine Bedeutung für die Primär-Evolution von Kleinsthöhlenbewohnern*. Arch. Hydrobiol. Suppl. 33, 1–62.
- SHEIBLEY R., W., JACKMAN A. P., DUFF J. H., TRISKA F. J., 2003. *Numerical modeling of coupled nitrification-denitrification in sediment perfusion cores from the hyporheic zone of the Shingobee River, MN*. Adv. Water Resources 26, 977–987.
- SHIBATA H., SUGAWARA O., TOYOSHIMA H., WONDZELL S. M., NAKAMURA F., KASAHARA T., SWANSON F. J., SASA K., 2004. *Nitrogen dynamics in the hyporheic zone of a forested stream during a small storm, Hokkaido, Japan*. Biogeochemistry 69, 83–104.
- SKALSKI A. W., 1994. *Fauna wód podziemnych Polski*. Przegląd Zoologiczny 38, 35–50.
- SŁOWNIK HYDROGEOLOGICZNY, 1997. KLECZKOWSKI A. S., RÓŻKOWSKI A. (red.). Ministerstwo Ochrony Środowiska, Zasobów Naturalnych i Leśnictwa, Warszawa.
- SOPHOCLEOUS M. A., 2002. *Interactions between groundwater and surface water: The state of the science*. Hydrogeol. J. 10, 52–67.
- SOPHOCLEOUS, M. A., 2003. *Environmental implications of intensive groundwater use with special regard to streams and wetlands*. [W:] Groundwater Intensive Use: Challenges and Opportunities. CUSTODIO E., LLAMAS R., (red.). A. A. Balkema Publishers, Lisse, The Netherlands, 93–112.
- SOPHOCLEOUS M. A., 2004. *Global and regional water availability and demand: Prospects for the future*. Nat. Resources Res. 13, 61–75.
- STOREY R. G., WILLIAMS D. D., FULTHORPE R. R., 2004. *Nitrogen processing in the hyporheic zone of a pastoral stream*. Biogeochemistry 69, 285–313.
- SUPRIYASILP T., GRAETTINGER A. J., DURRANS S. R., 2003. *Quantitatively directed sampling for main channel and hyporheic zone water-quality modeling*. Adv. Water Resources 26, 1029–1037.
- TREONIS A. M., WALL D. H., ROSS A. W., 1999. *Invertebrate biodiversity in antarctic dry valley soils and sediments*. Ecosystems 2, 482–492.
- TRISKA F. J., KENNEDY V. C., AVANZINO R. J., ZELLWEGER G. W., BENCALA K. E., 1989. *Retention and transport of nutrients in a third order stream: hyporheic processes*. Ecology 70, 1877–1892.

- VALLET H. M., FISHER S. G., STANLEY E. H., 1990. *Physical and chemical characteristics of the hyporheic zone of a Sonoran Desert stream*. J. North Am. Benthol. Soc. 9, 201–215.
- VAN DER HOVEN S., J., SOLOMON D. K., MOLINE G. R., 2005. *Natural spatial and temporal variations in groundwater chemistry in fractured, sedimentary rocks: scale and implications for solute transport*. Appl. Geochem. 20, 861–873.
- VOLLMER S., DE LOS SANTOS RAMOS F., DAEBEL H., KÜHN G., 2002. *Micro scale exchange processes between surface and subsurface water*. J. Hydrol. 269, 3–10.
- WHITE D. S., 1993. *Perspectives on defining and delineating hyporheic zones*. J. North Am. Benthol. Soc. 12, 61–69.
- WILLIAMS D. D., 1984. *The hyporheic zone as a habitat for aquatic insects and associated arthropods*. [W]: *The Ecology of Aquatic Insects*. ROSENBERG D. M., RESH V. H. (red.). Praeger Publishers, New York, 430–455.
- WILLIAMS D. D., 2003. *The brackishwater hyporheic zone: invertebrate community structure across a novel ecotone*. Hydrobiologia 510, 153–173.
- WILLIAMS D. D., HYNES H. B. N., 1974. *The occurrence of benthos deep in the substratum*. Freshwater Biol. 4, 233–256.
- WINTER T. C., 1999. *Relation of streams, lakes, and wetlands to groundwater flow systems*. J. Hydrol. 7, 28–45.
- WINTER T. C. 2002. *Subaqueous capping and natural recovery: Understanding the hydrogeologic setting at contaminated sites*. DOER Technical Notes Collection (TIN DOER – C26), U.S. Army Engineer Research and Development Center, Vicksburg, MS; www.wes.army.mil/el/dots/doer
- ZIELIŃSKI P., JEKATIERYN CZUK-RUDCZYK E. 2007. *Dissolved organic matter transformation in hyporheic zone of small lowland river*. Limnol. Hydrobiol. Studies (in press).